

Die Flügelreduktion bei Schmetterlingen als Anpassungsstrategie

Von Wolfgang Dierl und Josef Reichholf

Zoologische Staatssammlung München

Abstract:

Wing Reduction in Lepidoptera as an Adaptive Strategy

The number of Lepidoptera species with reduced wings in females, the Psychidae excluded, increases towards the north and high altitudes. There are four distinct groups: Summer-active species, alpine and tundra species, winter-active species, water moths and Psychidae. The winter and alpine species are adapted to low temperatures. In Central Europe the figure of species with reduced wings is 33, 23 of which are active during winter, 4 alpine, 1 water moth and the remaining of different types.

The females of summer-active species are very large, active during light period and protected by unpalatable hairs (*Orgyia* spp., Lymantriidae) or substances (*Heterogynis* spp., Zygaenidae). The material of wings seems to be transferred into egg production. The reduction of wings in the Psychidae is a special adaptation to the case-dwelling habit of the larvae. *Acentropus niveus* shows an increasing number of females with reduced wings towards the north. The advantage of wing reduction is twice: The body is heavier which makes egg laying below water surface easier and the dispersion on the water surface gives better chances in finding new foodplants than flight above water surface.

The largest group of species is the one adapted to low temperatures. The advantage of this adaptation is a double one: During winter the density of insect eating vertebrates is very low. Many birds are migratory and the residual (*Parus* spp. e.g.) switch to grain feeding, small insectivorous mammals are inactive. Therefore, the selective pressure by predators is low. Secondly, almost all of these species are Geometridae with small body and large wings. The loss of energy through the surface of large wings is considerable. The wing reduction is, therefore, an important factor in saving energy during the cold season. The adaptive radiation of these species towards cold season provided selective advantages in competition with more specialized species. Most of the winter moths are polyphagous. The disadvantage of wing reduction is balanced by special dispersal mechanisms in the newly hatched larvae and by their polyphagous habit. The high fecundity on the contrary is compensated by high mortality caused by adverse weather rather than by predation (less than 5 %).

In evolution, the adaptation to the cold season served as a biotic strategy to escape the periods of high competition and predation levels, the abiotic implications of which were resolved with the saving of energy by wing reduction. The saving of energy by wing reduction alone is not able to compensate the disadvantages which can be seen in the small populations of wing reduced summer moths. The adjustment to the cold season with less enemy pressure seems to be the main selective factor for the evolution of this adaptation.

1. Problemstellung

Die Flugfähigkeit ist für terrestrische Insekten der effektivste Dispersionsmechanismus. Das gezielte Aufsuchen von Nahrung und essentiellen Strukturelementen des Monotops (SCHWERDTFEGER 1963), von Geschlechtspartnern und die Flucht vor Feinden werden dadurch ermöglicht oder wesentlich erleichtert. Dies ist insbesondere bedeutsam in einer Umwelt, die für die betreffende Art nicht homogen ist („patchy environment“), und für Spezialisten, deren Biotopansprüche nur sehr lokal realisiert sind. Die Entwicklung der Flugfähigkeit kann daher allgemein als wesentliche Anpassungsleistung betrachtet werden. WIGGLESWORTH (1963) hat diese Sicht unterstrichen.

Um so überraschender erscheint dagegen die Reduktion der Flugfähigkeit bei ehemals gut flugfähigen Formen. Inselfaunen (CARLQUIST 1974) weisen vielfach einen hohen Grad von Flügelreduktion bzw. eine deutliche Tendenz zur Verringerung des Gebrauchs der Flügel bei Insekten und Vögeln auf. Extreme Windverhältnisse und das Fehlen von Feinden werden meist als Ursachen hierfür angegeben (CARLQUIST 1974, UDVARDY 1969 u. a.). Doch die im Prinzip gleiche Entwicklungstendenz bei zahlreichen Schmetterlingsarten kontinentaler Räume läßt sich damit nicht „erklären“. Der Selektionsdruck — und ein solcher muß vorausgesetzt werden, solange die Flugfähigkeit auch nur einen geringen Vorteil für die betreffende Art bietet — muß hier wohl anders gelagert sein, um die Regelmäßigkeit des Auftretens von Flügelreduktionen hinreichend genau erklären zu können. Anhand der folgenden Untersuchung soll versucht werden, aus der allgemeinen Verbreitung der Brachypterie im europäischen Raum und aus den speziellen Untersuchungen zur Biologie des Frostspanners *Operophtera brumata* (L.). Ansätze zur ökologischen Interpretation dieses Phänomens zu finden.

2. Vorkommen von Flügelreduktion (Brachypterie) mit mitteleuropäischen Schmetterlingen

Aus der mitteleuropäischen Schmetterlingsfauna sind folgende Arten mit Flügelreduktion im weiblichen Geschlecht (vgl. auch HACKMAN 1966 und KNATZ 1891) bekannt: (Römische Zahlen geben die Aktivitätsmonate der Imagines an)

Familie Arctiidae

1. *Ocnogyna parasita* Hübner. III. Polyphag.

5 weitere Arten im Mediterranbereich ebenfalls mit flügelreduzierten Weibchen.

Familie Lymantriidae

2. *Orgyia antiqua* Linné. VI—IX in 2—3 Generationen. Polyphag.
3. *Orgyia gonostigma* Fabricius. V—VIII in 2—3 Generationen. Polyphag.
4. *Orgyia ericae* Germar. VII—VIII. An Heidekraut in Mooren. Die Gattung umfaßt im Mediterranbereich mehrere Arten mit flügelreduzierten Weibchen.
5. *Hypogymna morio* Linné. V—VI. An Gräsern in Steppen.

Familie Zygaenidae

6. *Heterogyis penella* Hübner. VI—VII. An. Ginster. Im Mediterranbereich noch 2 weitere Arten mit reduzierten Weibchen.

Familie Psychidae

Fast alle Arten der Familie haben Weibchen mit reduzierten Flügeln. Im Gegensatz zu allen anderen flügelreduzierten Arten dürfte die Reduktion hier in Zusammenhang mit dem Raupengehäuse stehen. Die Familie wird deshalb nicht weiterbehandelt. Es ist übrigens bemerkenswert, daß die Psychidae als einzige Familie mit Reduktionsformen in den Tropen am häufigsten vertreten sind. Dies spricht für einen Zusammenhang mit dem Gehäuse und nicht für den Einfluß ungünstiger Umweltfaktoren.

Familie Noctuidae

7. *Scotia fatidica* Hübner. VIII. In den Alpen und im Norden an Gräsern.

In den hohen Gebirgen Asiens gibt es eine Reihe verwandter Gattungen mit vielen Arten, deren Weibchen alle reduziert sind. Die meisten bewohnen wohl die alpine Stufe.

Familie Geometridae

8. *Operophtera brumata* Linné. X—XII. Laubbäume.

9. *Operophtera boreata* Hübner. X—XI. Laubbäume.

Die Weibchen aller bekannten Arten sind reduziert.

10. *Erannis rupicapraria* Schiffermüller. II—III. Laubhölzer.

11. *Erannis ankeraria* Staudinger. II—III. Eichen.

12. *Erannis defoliaria* Clerck. X—XII. Laubholz.

13. *Erannis baiaria* Schiffermüller. II—III. Laubholz.

14. *Erannis leucophaearia* Schiffermüller. II—III. Laubholz.

15. *Erannis aurantiaria* Esper. X. Laubholz.

16. *Erannis marginaria* Borkhausen. III. Laubholz.

Alle bekannten Arten der Gattung haben flügelreduzierte Weibchen.

17. *Anisopteryx aescularia* Schiffermüller. II—IV. Laubholz.

18. *Anisopteryx aceraria* Schiffermüller. XI. Ahorn (*Acer*).

Die Weibchen aller Arten sind flügelreduziert.

19. *Phigalia pedia* Fabricius. I—III. Laubholz.

Nur diese Art bekannt.

20. *Chondrosoma fiduciarium* Anker. X—XI. Euphorbia.

Nur diese Art bekannt.

21. *Biston zonarius* Schiffermüller. IV. Niedere Pflanzen.

22. *Biston pomonarius* Hübner. III—IV. Laubholz.

23. *Biston lapponarius* Boisduval. Im Sommer in den Alpen und im Norden. An Lärchen und Birken.

24. *Biston hispidarius* Fabricius. III—IV. Laubholz.

25. *Biston alpinus* Sulzer. VI—VII. In den Alpen. Polyphag.

Zwei weitere Arten haben flugfähige Weibchen, fliegen in IV und leben an Laubhölzern.

26. *Pygmaena fusca* Thunberg. VII—VIII. In den Alpen und im Norden polyphag. Nur diese Art bekannt.

27. *Lignyoptera fumidaria* Hübner. X—XI. Niedere Pflanzen.

Weitere Arten mit vermutlich flügelreduzierten Weibchen sind bekannt.

Familie Tortricidae

28. *Euledereria alpicolana* Frölich. VII. In den Alpen. Raupe unbekannt. Keine weiteren Arten.

29. *Exapate congelatella* Clerck. IX—XI. Laubholz.

Mehrere Arten mit normalen Weibchen.

Familie Oecophoridae

30. *Pleurota rostellata* Hübner. VI—VII. Graswurzeln.

Die zahlreichen anderen Arten sind normal.

31. *Dasytoma salicellum* Hübner. IV. Polyphag.
Alle bekannten Arten mit reduzierten Weibchen.
32. *Chimabacche phryganella* Hübner. X—XI. Polyphag.
Chimabacche jagella Fabricius. III—V. Polyphag.
Alle bekannten Arten mit reduzierten Weibchen.

Familie Pyralidae

33. *Acentropus niveus* Olivier. V—VIII. 2 Generationen. An untergetauchten Wasserpflanzen.
Eine Übersicht der paläarktischen reduzierten Arten geben HACKMAN (1966) und KNATZ (1891).

3. Allgemeine Analyse

3.1 Systematische Gruppierung

In der Aufstellung der flügelreduzierten und bei Hinzunahme der außerhalb Mitteleuropas vorkommenden Arten geht klar hervor, daß eine Häufung bei den Geometridae auftritt. In weitem Abstand folgen die Noctuidae (viele außereuropäische Arten!) und dann die Lymantriidae. Von den nicht in Betracht gezogenen Psychidae abgesehen, sind dann nur noch einzelne Arten aus wenigen Familien repräsentiert. Es ist auffallend, daß ausgerechnet bei den Geometridae mit kleinen schwachen Körpern und relativ dazu sehr großen und breiten Flügeln die meisten Reduktionsformen auftreten. Diese Feststellung wird im Zusammenhang mit der Körpertemperatur nochmals aufzugreifen sein.

Außer der Beschränkung auf wenige Familien kann vermerkt werden, daß die Reduktion hauptsächlich innerhalb kleiner systematischer Einheiten, Gattungsgruppen oder Gattungen auftritt, dort aber alle oder fast alle Arten erfaßt. Die Verbreitung der Reduktion muß daher wohl als signifikantes phylogenetisches Merkmal betrachtet werden.

3.2 Geographische Trends

Die geographische Verbreitung der reduzierten Formen läßt keinen Zweifel, daß ihre Zahl zum Äquator hin abnimmt und in den Tropen, soweit bekannt, praktisch Null ist. Wiederum sind die Psychidae ausgeschlossen. Die Zahlen nehmen absolut und relativ nach Norden hin und in die größeren Höhen der Gebirge zu. Bei den meisten Formen ist ein Zusammenhang mit ungünstigen Umweltbedingungen zu erkennen. Ausgenommen davon sind die Sommerflieger und die Psychidae. Damit lassen sich folgende Gruppen von Reduktionsformen erkennen (vgl. auch HACKMAN 1966).

- A. Winterflieger
- B. Alpen- und Tundrenbewohner (boreo-alpine Arten)
- C. Sommerflieger
- D. Wasserbewohner (*Acentropus niveus*)
- E. Psychiden

A und B kann man vereinen, da beide sehr niederen Temperaturen während ihrer Aktivitätszeit im Imaginalstadium ausgesetzt sind. C—E sind jeweils Spezialfälle, die später weiter besprochen werden. Während bei allen Arten die Männchen voll

geflügelt bleiben, kommt es bei den Kerguelen-Motten auch bei ihnen zu einer Flügelreduktion (CARLQUIST 1974).

3.3 Jahreszeitliche Verteilung

Von den 33 angeführten Arten fliegen 23 (70%) in den Monaten X—III, der Rest im Sommer. Davon sind wiederum 4 (12%) alpine Arten. Es bleiben also 6 Arten (18%), die weder alpin sind noch zu außergewöhnlichen Jahreszeiten fliegen (Tabelle 1).

Tabelle 1: Jahreszeitliche Aktivitätsverteilung der flügelreduzierten Formen /
Seasonal distribution of imaginal activity in the wing-reduced species

Monat / Month	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Zahl der Arten /	1	6	11	6	4	8	8	6	2	7	8	3
Number of species												

Vergleicht man die Arten mit flügelreduzierten Weibchen mit jenen ohne Reduktion aus der Zeit X—III, so kommt man zu bemerkenswerten Zahlen. Es stehen den 23 reduzierten Arten nur etwa 5 normale gegenüber! Nicht gewertet werden dürfen dabei jene Arten, die als Falter überwintern und die Eiablage erst im folgenden Frühjahr durchführen. Auch nicht jene, die wohl zeitig im Frühjahr schlüpfen, ihre Aktivitätszeit aber lange hinausschieben können. Beiden Typen ist eigen, daß sie als Imago Nahrung aufnehmen. Diese Eigenschaft fehlt den Reduktionsformen und jenen, die als „Wintertiere“ anzusehen sind. Hierzu werden gezählt: *Poecilocampa populi* Linné (IX—XII), *Eriogaster lanestris* Linné (III—IV), *Ptilphora plumigera* Esper (X—XII) und schon mit Einschränkung *Lemonia taraxaci* Esper (X) sowie *Lemonia dumi* Linné (X—XI). Nicht eingerechnet werden die vielen Noctuiden, die z. T. überwintern, z. T. sehr früh schlüpfen und auch nicht die drei *Brephos*-Arten (Geometridae). Es ist aber bemerkenswert, daß die Reduktion der Flügel immer mit einer Reduktion der Mundgliedmaßen zusammen vorkommt.

Die Tageszeit der Aktivität der flügelreduzierten Formen ist ebenfalls auffallend. Sie fällt bei jenen Arten in die Hell-Phase, bei denen die Flugzeit im Sommer liegt. Es sind dies die Arten 2—6. Von den Winterfliegern sind nur 1 und 21 am Tage aktiv, alle anderen nachts.

3.4 Interpretation

Die Zusammenstellung der Arten mit Flügelreduktion in Abschnitt 2 zeigt, daß keine einheitliche Erklärung für dieses Phänomen möglich ist. Sommer- und Winterflieger lassen sich gut voneinander trennen und einzelne Sonderfälle passen nicht ins allgemeine Schema. Immerhin sind aber eindeutige, systematische Gruppierungen möglich. So sind die drei Arten der Trägspinner (Lymantriidae) ausgesprochene Sommerflieger. Ihre Weibchen sind auffallend voluminös. Die Flügelreduktion kann hier als Möglichkeit zur Maximierung der produzierbaren Eizahl interpretiert werden. Die verhältnismäßig großflächigen Flügel, die nötig wären, um die schweren Körper der ♀♀ zu tragen, werden eingespart und ihre „Energie“ kann in die Eiproduktion umorientiert werden. Ein dichter Pelz schlechtschmeckender oder giftiger

Haare schützt die Imagines weitgehend vor Freßfeinden, so daß sie sich im Hinblick auf den Feinddruck die „Trägheit leisten können“. Unter den heimischen Vögeln ist nur der Kuckuck (*Cuculus canorus*) als Verzehrer dieser Trägspinner bekannt. Er kommt in vergleichsweise sehr geringer Siedlungsdichte vor und ist daher kein quantitativ bedeutsamer Mortalitätsfaktor. Gleichzeitig steht den Insektenfressern aber zur Sommerzeit ein großes und artenreiches Nahrungsangebot zur Verfügung, so daß kein besonderer Selektionsdruck in Richtung auf verstärkte Nutzung dieser Nahrungsquelle anzunehmen ist. Ähnlich verhält sich das sehr stark reduzierte Weibchen von *Heterogynis penella*, das nur zur Zeit der Anlockung der Männchen den schützenden Kokon verläßt und außerdem durch eine Wartracht seine Ungeißbarkeit signalisiert (DANIEL und DIERL 1966).

Eine weitere Gruppe von Bewohnern boreo-alpiner Lebensräume läßt sich ebenfalls erkennen, doch gelten für die dazugehörigen Arten im wesentlichen die gleichen biotischen „Grenzbedingungen“ wie für die Spätherbst-, Winter- und Vorfrühlingsflieger. Sie können daher in diese Gruppe mit aufgenommen werden.

Die Psychiden wurden bereits mit dem Hinweis auf die Spezialanpassungen an das Leben im Köcher (Sack) ausgeklammert. Es verbleibt nur noch der Wasserschmetterling *Acentropus niveus*. Hier ist die Flügelreduktion im weiblichen Geschlecht nicht obligatorisch. Während in Mitteleuropa die Flügelreduktion selten zu finden ist, nimmt der Anteil stummelflügeliger ♀♀ dagegen nach Norden deutlich zu. Die Anpassung erscheint in zweifacher Hinsicht von Vorteil: Die stummelflügeligen ♀♀ vergrößern ihr spezifisches Gewicht und verringern daher den Auftriebswiderstand, den sie bei der Eiablage im Wasser an den submersen Wasserpflanzen zu überwinden haben. Über Wasser, auf dem Rasen der Schwimmblattpflanzen, vermindern sie aber die Verdriftung durch Wind. Für die abiotischen Verhältnisse im Grenzbereich zwischen Wasser und Land ist die Reduktion der Flügel daher durchaus eine Anpassung von hohem Selektionswert. Die Windverdriftung auf der Wasseroberfläche ist zum Auffinden neuer, geeigneter Wasserpflanzenbestände günstiger als die zufallsgemäße Verdriftung in freier Luft. Die Imagines halten dabei Kontakt mit der Oberflächenspannung und erhöhen auf diese Weise die Erfolgchancen ganz beträchtlich. Für das gezielte Aufsuchen der kopulationsbereiten ♀♀ stehen dagegen die voll beflügelten ♂♂ zur Verfügung (vgl. KNATZ 1891). Eine Nahrungsaufnahme erfolgt wie bei den meisten Arten mit Flügelreduktion im Imaginalstadium ohnehin nicht mehr. Die Mundwerkzeuge sind verkümmert (GORBRANDT 1940 a und b, NAUMANN 1937).

Die mit weitem Abstand artenreichste Gruppierung ergibt sich aber für die Formen mit Aktivitätszeiten zwischen September und April im Winterhalbjahr und für die Bewohner von windexponierten Kältegebieten (boreo-alpine Arten). Die Korrelation mit ungünstigen Witterungsverhältnissen und die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen windexponierter Inseln scheint offensichtlich. Und doch besteht ein entscheidender Unterschied: Während bei den echten Inselformen mit Reduktion der Flugfähigkeit beide Geschlechter betroffen sind (CARLQUIST 1974), ist es bei den kontinentalen Arten der hier untersuchten Gruppen fast ausnahmslos (POWELL 1976) das weibliche Geschlecht (= heterozygotes Geschlecht!), das die Stummelflügeligkeit ausbildet. Die ♂♂ sind voll flugfähig und z. T. sogar ganz gute Flieger (*Biston*- und *Erannis*-Arten). Der Wind als selektiv wirksamer Faktor reicht daher zur kausalen Erklärung der Evolution der Stummelflügeligkeit nicht aus. Andere Einflüsse müssen hier am Werk sein.

Zwei Faktorenkomplexe bieten sich — bedingt durch die extreme jahreszeitliche Lage der Aktivitätszeiten flügelreduzierter Schmetterlinge — zur näheren Untersuchung an. Es sind dies der Feinddruck und energetische Einsparungen in ungünstigen Temperaturbereichen. Diese Einsparungen sind allerdings nur in Kombination mit verringertem Feinddruck denkbar und von Vorteil, denn bei hohem Feinddruck, d. h. bei hohen Verlusten werden die Einsparungen wirkungslos.

Aber auch der Temperaturausgleich mit der Umgebungstemperatur ist dabei zu betrachten. Die Flügel spielen mit ihren großen Oberflächen hierbei eine wichtige Rolle. Die Energie wird mit Hilfe des Hämolymphefilms transportiert, der die Aderwände in den Flügeln überzieht. Da nun jede Art ihre spezifische Aktivitätstemperatur aufweist, die nach eigenen Messungen (DIERL unpubl. Ergebnisse der Nepalreise 1973 — mit Unterstützung der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT) artspezifisch, konstant und weitgehend von der Umgebung unabhängig ist, tritt bei niederen Außentemperaturen ein größerer Temperaturunterschied auf, der zu einem Energieverlust an die Umgebung führt. Arten wie die Spanner, die bei großer Flügelfläche einen kleinen Körper haben, verlieren dabei am meisten und die Einsparung durch Flügelreduktion macht sich am besten bemerkbar. Andererseits muß der beim Fliegen erzeugte Wärmeüberschuß auch in entsprechendem Maße an die Umgebung abgegeben werden, was bei hohen Außentemperaturen u. U. nicht mehr möglich ist (wenn die Temperaturdifferenz für den rein physikalischen Wärmeaustausch zu klein ist!). Schwere Falter fliegen daher bei hohen Außentemperaturen unter Umständen nicht mehr. Die thermische Balance ist daher sicher ein wesentlicher Faktor in der Anpassungsstrategie einer Art (vgl. KLEIBER 1961).

Der Versuch der Einstellung einer günstigeren Energiebilanz für das eiertragende und -produzierende ♀ durch Flügelreduktion kann aber nur die Folge einer vorausgegangenen zeitlichen Einordnung in eine extreme Jahreszeit sein — und nicht die Ursache für den abweichenden Anpassungstrend! Denn die Aufbesserung der Energiebilanz wäre ja nicht nötig, wenn die betreffenden Arten den temperaturmäßig günstigen Zeitraum des Sommerhalbjahres nicht verlassen würden. Die Bevorzugung der Randbereiche im allgemeinen Existenzminimum Winter muß daher mit einem hohen, positiven Selektionswert verbunden sein, der die Nachteile im Hinblick auf die abiotischen Verhältnisse nicht nur kompensiert, sondern sie sogar überwiegt! Bei der Ungunst der abiotischen Faktoren in dieser adaptiven Zone kann es sich hier nur um eine biotische Größe handeln. Dazu kommen im wesentlichen interspezifische Konkurrenz und der Feinddruck in Frage. Im Einzelfall kann diese Frage eine Analyse der Schlüsselfaktoren (key-factor-analysis DEMPSTER 1975) klären. Die Untersuchung des Frostspanners *Operophtera brumata* soll einen Einstieg hierzu geben (vgl. Abschnitt 4). Für den allgemeinen Ansatz mag der Vergleich von Artenreichtum und Häufigkeit der Singvögel als wichtigsten Feinden dieser Schmetterlingsarten in erster Näherung genügen. Abb. 1—3 zeigen die Verhältnisse. Artenreichtum und Individuendichte der insectivoren Singvögel korrespondieren sehr genau mit ihrer Nahrungsbasis (vgl. auch BETTS 1955 und BALEN 1973).

Die „Winterflieger“ mit ihren stummelflügeligen und flugunfähigen ♀♀ ordnen sich genau in jene Jahreszeiten ein, in denen die Zahl und Dichte der Insektenfresser sehr gering ist. Nach WEBSTER (1966) beträgt die Dichte der Wintervogelbestände in den Laubwäldern Nordamerikas nur ungefähr ein Viertel des Wertes der Sommermonate. Und davon verbleibt wiederum nur ein geringer Anteil für die Gruppe der Insektenfresser. Denn selbst die Meisen (*Parus*-Arten) stellen sich bei Eintritt

der herbstlichen Insektenverknappung weitgehend auf Samennahrung um, so daß in den mitteleuropäischen Biotopen praktisch nur noch die beiden Baumläuferarten (*Certhia familiaris* und *C. brachydactyla*) neben einigen anderen fakultativen Insektenfressern übrigbleiben, wenn die Hauptmasse der Singvögel abgezogen ist. (Vgl. dazu auch WÜST 1973). Auch andere Feinde, wie Spitzmäuse und große Spinnen, schränken in dieser Jahreszeit ihre Aktivität stark ein. Spätherbst und Vorfrühling sind daher eindeutig Perioden mit drastisch verringertem Feinddruck für Schmetterlinge. Sie bilden Leerräume für die adaptive Radiation insbesondere von Arten, die als Generalisten konkurrenzmäßig den Spezialisten unterlegen sind. Genau dies ist bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der 32 flügelreduzierten Arten der Fall: 25 von ihnen sind im Freßstadium polyphag (Tab. 2). Diese geringe nahrungsökologische Spezialisierung ist aber andererseits, wie noch näher auszuführen sein wird, eine Präadaptation und von großer Bedeutung für die Kompensation der Nachteile der Flugunfähigkeit der eierlegenden ♀♀.

Tabelle 2: Nahrungswahl der Raupen flügelreduzierter Formen /
Feeding types of larvae of the wing-reduced species

	monophag	oligophag	polyphag
Artenzahl	3*	4**	25
Number of species			

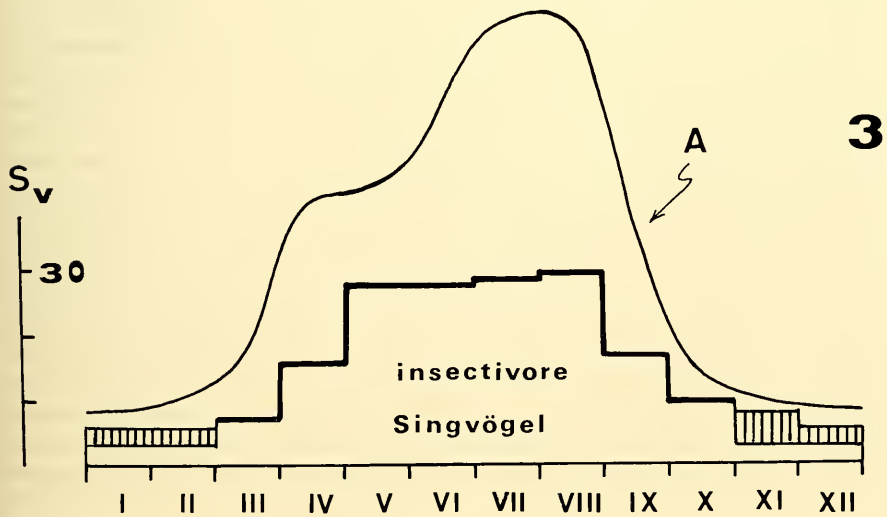
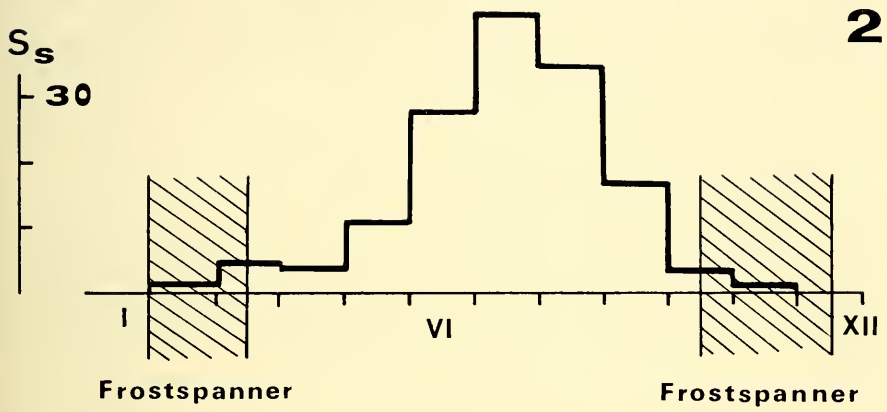
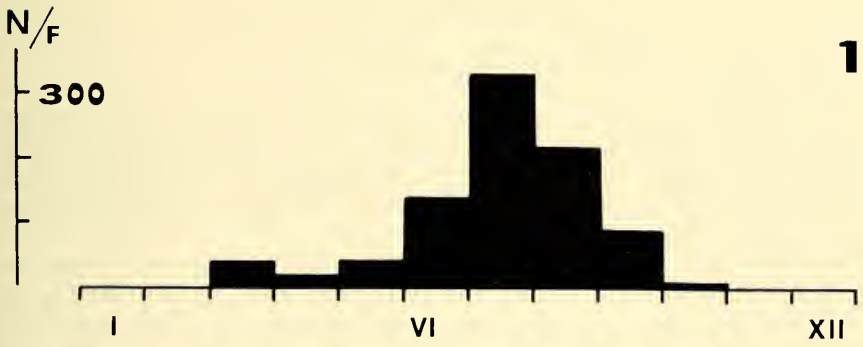
* = Heidekraut/Ginster/Eichen (heather/broom/oak)

** = Steppengräser/Ahorn/Wolfsmilch/Graswurzeln
(steppe grasses/maple/milkweed/grass roots)

Abb. 1: Jahresgang der Häufigkeit von Schmetterlingen (Anzahl N pro Fangnacht F) nach Lichtfallenfängen in Südostbayern 1969 bis 1975 (REICHHOLF unpubl.).
Seasonal variation in moth abundance according to light trap captures in South-Eastern Bavaria (N/F = monthly average of individuals per capture).

Abb. 2: Jahresgang des Artenreichtums von Schmetterlingen nach Lichtfallenfängen in Südostbayern 1969 bis 1975 (S_s = Monatsmittel der Artenzahlen). Die Zeitanishe der „Frostspanner“ ist schraffiert eingetragen.
Seasonal variation in species richness of moths according to light trap captures in South-Eastern Bavaria from 1969 to 1975 (S_s = Average number of moth species per capture). The timing of the „winter moth — group“ is indicated.

Abb. 3: Jahresgang der Monatsmittel der Artenzahlen (S_v) insektenfressender Singvögel im südlichen Mitteleuropa mit ungefährem Verlauf der Gesamtabundanzkurve (A). Schraffiert = Umstellung der Meisen auf Körnernahrung.
Seasonal variation in species richness of insect feeding birds (S_v) in the habitats of southern Central Europe with an unscaled smooth curve of the changing pattern of abundance. The hatched area represents the members of the tit family which change diet in winter (from insects to grains and seeds).



4. Spezieller Ansatz: *Operophtera brumata*

4.1 Konsequenzen der Flügelreduktion

Die ♀♀ des Frostspanners *Operophtera brumata* L. zeigen obligatorische Flügelreduktion. Nach dem Schlüpfen aus den Puppen in der Bodenstreu kriechen sie die Stämme der Bäume hinauf, um sich von den voll flugfähigen ♂♂ begatten zu lassen und geeignete Plätze für die Eiablage aufzusuchen. Es ergeben sich daraus folgende Konsequenzen für die Biologie dieser Art:

- Die sehr stark eingeschränkten Möglichkeiten zum Dispersal der ♀♀ müssen durch andere Mechanismen bei den (Jung)raupen ausgeglichen werden; die Jungraupen weisen eine ausgeprägte Dispersionsphase auf, bei der sowohl aktive, wie passive Mechanismen vorkommen;
- Die Art muß polyphag sein, da ein gezieltes Aufsuchen spezifischer Futterpflanzen durch die ♀♀ nicht möglich ist (vgl. LEVINS & MACARTHUR 1969).
- Die Jungraupen müssen vorwiegend frisch austreibendes Blattwerk verwerten, da in diesem die Konzentration der artspezifischen, pflanzlichen Abwehrstoffe noch gering ist; und
- die Entwicklungsstadien werden einem hohen Feinddruck ausgesetzt sein, da anzunehmen ist, daß sie als Generalisten gut schmecken und nicht über sehr wirksame, chemische Abwehrsubstanzen verfügen.

Treffen diese Annahmen zu, so müßte die Art zur Maximierung ihrer Überlebenschancen zu einer hohen Fortpflanzungsrate tendieren (hoher reproduktiver Output!); dem exakten Timing der Schlüpfzeit der Gelege müßte hohe Bedeutung zukommen und eine Schlüsselfaktorenanalyse (VARLEY & GRADWELL 1960) müßte den Erfolg oder Mißerfolg des Ausweichens in die jahreszeitlichen Extremräume klären können.

4.2 Kompensation der Nachteile

Über die Populationsbiologie und den Einfluß der abiotischen und biotischen Faktoren auf die Bestandsdynamik des Frostspanners *O. brumata* liegen umfangreiche und detaillierte Untersuchungen vor (z. B. AXELSSON et al. 1975, BETTS 1955, BUCKNER 1969, DEMPSTER 1975, EAST 1974, ELTON 1966, FRANK 1967 a und b, HASSELL 1969, HUFFAKER & KENNEDY 1969, MURTON 1971, VARLEY 1971, VARLEY & GRADWELL 1968, VARLEY, GRADWELL & HASSELL 1973). Sie bestätigen das erstaunliche Maß an Kompensation der Nachteile der Flügelreduktion durch Spezialanpassungen. So müssen die Jungraupen nicht auf dem Baum, auf dem sie geschlüpft sind, verbleiben, sondern können sich mittels Spinnfäden verdriften lassen. Die geringe Beweglichkeit der ♀♀ wird dadurch ausgeglichen. Der zufallsgemäßen Streuung der Verdriftung kommt entgegen, daß die Raupen tatsächlich polyphag an Laubbäumen fressen, jedoch bevorzugt frische Triebe verwerten (müssen?). Sie sind einem hohen Feinddruck ausgesetzt, doch die hohe Nachwuchsrate bedingt prozentual nur geringe Vernichtungskoeffizienten im Raupenstadium durch insektenfressende Vögel (0,3 bis 4,8% nach BETTS in MURTON 1971). Dennoch sind die Gesamtverluste hoch (DEMPSTER 1975), was aus der Sicht des popularen Gleichgewichts bei 200 Eiern pro ♀ auch notwendig ist. Ungünstige Witterungsverhältnisse bewirken quantitativ sehr hohe Verluste. Die Bedeutung der abiotischen Faktoren im Gradozön wird

VON DE BACH (1965), SCHWERDTFEGER (1963, 1968 und 1975) und UVAROV (1931) hervorgehoben. Die stets wechselnden Einflußgrößen der einzelnen Faktoren machen es aber schwer, die relative Wirksamkeit für die Bestandsdynamik abzuschätzen. Hier hilft die Analyse der Schlüsselfaktoren (VARLEY & GRADWELL 1960, DEMPSTER 1975) weiter, die nun ganz klar aufzeigt, daß die Spätherbstphase mit entscheidend ist. Das Ausmaß der Vernichtung der zur Eiablage bereiten ♀♀ bestimmt in der Teilkomponente der „Winterverluste“ (winter disappearance) weitgehend den Verlauf der weiteren Populationsentwicklung (VARLEY, GRADWELL & HASSELL 1973). Der Einfluß der biotischen Vernichtungsfaktoren rückt damit an eine entscheidende Stelle. Denn wenn sich die fakultativ insektenfressenden Meisen zu dieser Jahreszeit auf Bucheckern und andere Körnernahrung umstellen, ist ihre Einwirkung auf die Frostspannerpopulation gering. Das häufige Ausbrechen gerade der am weitesten in den jahreszeitlichen Grenzbereich vorgedrungenen Frostspannerart aus der biotischen Kontrolle ist damit der Nachweis für die Bedeutung des Feindfaktors in der adaptiven Strategie dieser Arten. Trotz hoher, abiotischer Vernichtungsquoten gelingt es *Operophtera brumata* immer wieder, extrem hohe Populationsdichten aufzubauen. Die hohe, positive Selektionsqualität der erfolgreichen Besetzung einer extremen Zeitschicht wird daraus ersichtlich.

5. Evolution und Ökologie der Stummelflügeligkeit bei Schmetterlingen

Die Reduktion der Flugfähigkeit bei Schmetterlingsweibchen ist bezogen auf das gesamte Artenspektrum ein Ausnahmefall. Die Abweichung von der Norm ist ein eindeutiger Rückbildungsprozeß, da die Flügelanlagen vorhanden bzw. als Rudimente ausgebildet sind (GORBRANDT 1938). Dies gilt auch für den systematisch schwierig einzuordnenden Pyraliden *Acentropus niveus* (BERG 1942). Es wird daher nur die volle Ausbildung der Anlagen in der Metamorphose unterdrückt. Bei *Fumea casta* (Psychidae) wurde nachgewiesen, daß die pupalen Flügelanlagen des reduzierten Weibchens größer sind als die imaginalen. Hier tritt also eine Reduktion sogar in der ontogenetischen Entwicklung auf (KNATZ 1891, NÜESCH 1947). Da bei den Schmetterlingen die ♀♀ das heterozygote Geschlecht sind, müßte die Unterdrückung auf die dominante Wirkung eines geschlechtsgebundenen Suppressorgens beruhen, wobei in einzelnen Fällen eine unvollständige Penetranz zu vermerken ist (BRESCH & HAUSMANN 1972). Die ♂♂ bilden dagegen völlig normale Flügel aus. Ihre genetischen Grundlagen müßten daher im männlichen Geschlecht homozygot rezessiv vorhanden sein. Die geschlechtsgebundene Vererbung garantiert dabei ganz automatisch diesen balancierten Dimorphismus. Untersuchungen an Kreuzungen und Intersexen von *Solenobia* (Psychidae) weisen eindeutig auf die geschlechtsgebundene Determination der Flügelreduktion hin (SEILER 1936, NÜESCH 1941 und 1947). Er erweist sich im Prozeß der Selektion nur dann als vorteilhaft, wenn entsprechende (Prä)adaptationen die Nachteile der verringerten Dispersionsmöglichkeiten überkompensieren. Dies geschieht einmal durch Anpassungen im Raupenstadium, das die aktive Ausbreitung weitgehend übernommen hat und das durch geringe Nahrungsspezialisierung die Chancen für ein erfolgreiches Antreffen einer neuen, geeigneten Futterpflanze erhöht. Aber es geschieht auch durch das Ausweichen in die adaptiven Zonen der jahreszeitlichen Grenzlagen, in denen der Feinddruck erheblich reduziert ist. Besonders diese Taktik scheint die entscheidende An-

passung zu beinhalten, denn bezogen auf die Zahl der Arten, die ihr folgen, ist die jahreszeitliche Extremlage ausgesprochen bevorzugt vor der weniger problematischen Sommerzeit (vgl. 3.3). Die niederen Außentemperaturen in der Aktivitätszeit der Imagines von 4 bis 6° C (nach HERTER 1962) bedingen dabei die Notwendigkeit von Energieeinsparungen. Dieser Forderung der jahreszeitspezifischen Umweltverhältnisse kommen die Frostspanner mit ihrer Flügelreduktion im weiblichen Geschlecht nach. Ihre Anpassungsstrategie erweist sich aus dieser Sicht als diffiziles Wechselspiel zwischen Entweichen aus den adaptiven Zonen hohen Konkurrenz- und Feinddruckes (biotischer Komplex) und Einpassen in die problematischen abiotischen Bedingungen am Rande des Existenzminimums für Schmetterlinge. Diese Taktik ist ausgesprochen erfolgreich, wie die Gradationen von *Operophtera brumata* immer wieder zeigen. Die prinzipiell gleichen Verhältnisse dürften sich für die anderen Arten der Gruppen der „Winterflieger“ und der kälteadaptierten boreoalpinen Formen ergeben. Die Trennung ihrer Flugzeiten in eine Frühjahrs- und eine Spätherbstgruppe ergibt sich aus der absoluten Unüberwindbarkeit kontinentaler Winter. Im ozeanischen England sind dagegen die beiden Randzonen kontinuierlich miteinander verbunden! Diese zusätzliche Trennung in zwei verschiedene Jahreszeiten mit vergleichbaren abiotischen und biotischen Bedingungen war zweifellos auch einer stärkeren artlichen Differenzierung förderlich (allochrone Speziation, vgl. BUSH 1975). Vorfrühling und Spätherbst weisen unterschiedliche Artenspektren auf, die sich ökologisch weitgehend entsprechen.

Dagegen war die Strategie der Flügelreduktion bei Sommerfliegern bei weitem nicht so erfolgreich, wenn man Artenreichtum und Abundanzen als Vergleichsmaße heranzieht. Die Trägs Spinner mit flügelreduzierten ♀♀ schaffen es trotz der enormen Erhöhung ihres reproduktiven Outputs nicht, auch nur annähernd so ökologisch bedeutsame Bestände aufzubauen wie die Frostspanner. Dabei sind ihre Raupen, im Gegensatz zu diesen, auch noch durch einen dichten Pelz giftiger Haare sehr gut vor Freßfeinden aus der Gruppe der Vögel geschützt. Die Energieeinsparung durch Reduktion weitgehend funktionslos gewordener Körperanhänge reicht alleine nicht aus, um die damit verbundenen Nachteile zu überkompensieren. Das Ausweichen auf die extremen Jahreszeiten mit verringertem Feinddruck war wohl die wesentlichere Komponente in der Evolution dieser Anpassung.

Literatur

- AXELSSON, B., LOHM, U., NILSSON, A., PERSSON, T. & TENOW, O. 1975: Energetics of a larval population of *Operophtera* spp. (Lep., Geometridae) in Central Sweden during a fluctuation low. — *Zoon* 3: 71—84
- BERG, C. 1942: Contribution to the biology of the aquatic moth *Acentropus niveus* (OLIV.). — *Vidensk. Medd. Fra Dansk naturh. Foren* 105: 58—139
- BETTS, M. M. 1955: The food of titmice in oak woodland. — *J. Anim. Ecol.* 24: 282—323
- BRESCH, C. & HAUSMANN, R. 1972: Klassische und molekulare Genetik. — Springer, Berlin
- BUCKNER, C. H. 1969: The Common Shrew (*Sorex araneus*) as a predator of the Winter Moth (*Operophtera brumata*) near Oxford, England. — *Can. Ent.* 101: 370—375
- BUSH, G. L. 1975: Modes of animal speciation. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 339—364
- CARLQUIST, S. 1974: Island biology. — Columbia Univ. Press, New York
- DANIEL, F. & DIERL, W. 1966: Zur Biologie und Anatomie von *Heterogynis penella* (Hbn.). — *Zool. Anz.* 176: 449—464

- DE BACH, P. 1965: Weather and the success of parasites in population regulation. — *Can. Ent.* 97: 848—863
- DEMPSTER, J. P. 1975: *Animal population ecology*. — Academic Press, London
- EAST, R. 1974: Predation on soil-dwelling stages of the Winter Moth at Wytham Woods, Berkshire. — *J. Anim. Ecol.* 43: 611—626
- ELTON, C. S. 1966: *The pattern of animal communities*. — Methuen London
- FRANK, J. H. 1967a: The insect predators of the pupal stage of the winter moth, *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera, Hydrimenidae). — *J. Anim. Ecol.* 36: 375—389
- — 1967b: The effect of pupal predation on a population of winter moth, *Operophtera brumata* (L.) (Hydrimenidae). — *J. Anim. Ecol.* 36: 611—621
- GORBRANDT, I. 1938: Korrelative Beziehungen zwischen Flügeln und Tympanalorganen bei flügelreduzierten Noctuiden. — *Z. wiss. Zool.* 151: 1—21
- — 1940 a: Die Reduktion des Saugrüssels bei den Noctuiden und die korrelativen Beziehungen zur Ausbildung der Flügel und der Antennen. — *Z. wiss. Zool.* 152: 571 bis 597
- — 1940 b: Phyletische Korrelationen bei flügelreduzierten und rüsselreduzierten Syntomiden. — *Zool. Jb. Syst.* 73: 313—338
- HACKMAN, W. 1966: On wing reduction and loss of wings in Lepidoptera. — *Notulae Ent.* 46: 1—16
- HASSELL, M. P. 1969: A population model for the interaction between *Cyzenis albicans* (Fall.) (Tachinidae) and *Operophtera brumata* (L.) (Geometridae) at Wytham, Berkshire. — *J. Anim. Ecol.* 38: 567—576
- HERTER, K. 1962: *Der Temperatursinn der Tiere*. — Neue Brehm-Bücherei 295, Ziemsen, Wittenberg
- KLEIBER, M. 1961: *The fire of life*. — Wiley, Chichester
- KNATZ, L. 1891: Über Entstehung und Ursache der Flügelmängel bei den Weibchen vieler Lepidopteren. — *Arch. Naturgesch.* 57: 49—74
- LEVINS, R. & MACARTHUR, R. H. 1969: A hypothesis to explain the incidence of monophagy. — *Ecology* 50: 910—911
- MURTON, R. K. 1971: *Man and Birds*. — Collins, London
- NAUMANN, F. 1937: Zur Reduktion des Saugrüssels bei Lepidopteren und dessen Beziehung zur Flügelreduktion. — *Zool. Jb. Syst.* 70: 379—420
- NÜESCH, H. 1941: Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge VII. Die Morphologie der intersexen F₁-Imagotiere von *Solenobia triquetrella* F. R. — *Arch. Jul.-Klaus-Stiftg.* 16: 373—468
- — 1947: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Flügelreduktion bei *Fumea casta* und *Solenobia triquetrella* und Deutung der *Solenobia*-Intersexen. — *Arch. Jul.-Klaus-Stiftg.* 22: 221—293
- POWELL, J. A. 1976: A remarkable new genus of brachypterous moth from coastal sand dunes in California (Lepidoptera: Gelechioidea, Scythrididae). — *Ann. Ent. Soc. Amer.* 69: 325—339
- SCHWERDTFEGER, F. 1963: *Autökologie. Ökologie der Tiere I*. — Parey, Hamburg
- — 1968: *Demökologie. Ökologie der Tiere II*. — Parey, Hamburg
- — 1975: *Synökologie. Ökologie der Tiere III*. — Parey, Hamburg
- SEILER, J. 1936: Neue Ergebnisse der Kreuzung parthenogenetischer Schmetterlinge mit Männchen zweigeschlechtlicher Rassen. — *Verh. Deut. zool. Ges.* 1936: 147—150
- UDVARDY, M. D. F. 1969: *Dynamic zoogeography*. — Van Nostrand Reinhold, New York
- UVAROV, B. P. 1931: *Insects and climate*. — *Trans. Roy. Ent. Soc. Lond.* 79: 1—247
- VAN BALEN, J. H. 1973: A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. — *Ardea* 61: 1—93
- VARLEY, G. C. & GRADWELL, G. R. 1960: Key factors in population studies. — *J. Anim. Ecol.* 29: 399—401

- — 1968: Population models for the Winter Moth. — Symp. Roy. Ent. Soc. Lond. 4: 132—142
- VARLEY, G. C., GRADWELL, G. R. & HASSELL, M. P.: Insect population ecology. — Blackwell, Oxford
- WEBSTER, J. D. 1966: An analysis of winter bird population studies. — Wils. Bull. 78: 456—461
- WIGGLESWORTH, V. B. (ed.) 1963: The origin of flight in insects. — Proc. Roy. Ent. Soc., Lond. 28: 23—32
- WÜST, W. 1973: Die Vogelwelt des Nymphenburger Parks München. — D. Kurth, Barmstedt

Anschrift der Verfasser:

Dr. Wolfgang D i e r l und Dr. Josef R e i c h h o l f
Zoologische Staatssammlung
Maria-Ward-Str. 1 b, D-8000 München 19

Angenommen am 8. 2. 1977